植 物 分 类 学 报
第18卷 第1期 ACTA PHYTOTAXONOMICA SINICA 1980年2月

鳞毛蕨属的生物系统学研究*

BIOSYSTEMATIC STUDIES OF DRYOPTERIS

A. C. Jermy
英国博物馆(自然历史博物馆植物系)

鳞毛蕨属的地理起源还很不清楚。它的起源是在北半球，可能是欧亚大陆。在其他影响相同的情况下，该属可能在其生存最久的地方倾向于逐渐进化到它多倍性的最高级。相反，也许多倍体的产生，最经常地发生在一个群的空间和时间的迁移过程中，是对遇到压力的一种反应，并以绝大多数的二倍体作为残遗体继续生存于接近原始分化中心的地方。在二倍体水平上，较大的辐射分布也许对多倍体的衍生物的广泛产生和高水平多倍体的出现是必要的先决条件。二倍体分化作用的那种突然发生也许出现在一个属的原始中心以外的一些地方。Lovis (1977)[1] 认为铁角蕨属 (Asplenium) 的二倍体在欧洲不平凡的分化是代表第二次的、近代的这种辐射分布的、而并不是本属的原始初次分化作用的残余物，虽然他承认没有真实的证据支持这种设想。表1表明了鳞毛蕨属在每一个主要地理单元内的种数和染色体类型 (cytotypes) 的分布情况。在亚洲东部的已知染色体的

表 1

地理区域	种数		染色体类型			
	总数	验过%	2n	3n	4n	6n
欧洲 (包括马卡洛尼西亚和西亚)	27	100	16	4	7	0
中亚及东亚(包括日本)	140	64	43	30	15	1
马来西亚	15	13	1	1	—	—
大洋洲—太平洋	约 20	0	—	—	—	—
非洲	约 32	21	4	—	3	—
北美及中美洲 (包括西印度群岛)	约 25	60	8	1	5	1
南美洲	约 8	0	—	—	—	—

* 本文是秦仁昌教授根据1978年秋作者访问中国科学院植物研究所期间作的一个学术报告翻译的. 文章对于欧洲和北美洲的鳞毛蕨属现存种类的生物系统分类学的研究方法和亲缘关系做了深入浅出的叙述. 对于生物系统学的研究有一定参考价值. 同时，作者和他的同事们对欧洲和北美洲鳞毛蕨属的研究把各个种间的谱系都基本查清了. 从进化观点看，物种的概念是有客观依据的、不能任意摆布的. 本文对阐明长期争论的物种概念问题迈出了一大步，并对这个问题的研究提供了科学途径，值得植物分类学工作者们参考.

高数字是反映 Hirabayashi[2] 对日本鳞毛蕨种类的深入研究的结果。表 1 还说明两点：一是显示东喜马拉雅、中国和日本是鳞毛蕨属物种形成的中心 (centre of speciation)；二是至少这个蕨类植物区系的 30% 是二倍体。很可能，这个属是起源于西亚一中亚并且扩散到其它各洲的。鳞毛蕨属，在它的起源中心，秦仁昌教授曾对它进行过广泛的研究。

现在，我要报道的是关于 Dr. Stanley Walker 及他的学生现在是我的同事 Dr. Mary Gibby、Mr. Fraser-Jenkins 和我自己的工作。瑞士巴塞尔大学的 Prof. Reichstein 和匈牙利布达佩斯大学的 Prof. Vide 也参加合作。还有芬兰赫尔辛基大学的 Prof. Widén 和他的学生们也参加这个合作，他们研究鳞毛蕨的间苯三酚 (phloroglucinols) 的化学。在北美洲，我们也得到加拿大安达略大学 Dr. Britton 和美国密执安大学 Drs. H. 和 Florende Wagner 的协作。现在，我们希望在研究东亚种类的工作中获得中国植物学工作者的合作。

我们的研究工作曾集中于欧洲和北美洲鳞毛蕨种类的生物系统学 (biosystematics) 的研究。生物系统学这个术语的含义是对物种的繁育系统 (breeding system) 的实验研究，以便阐明它们的进化的亲缘关系。这就意味着我们必须用活植物在植物园和实验室以及用标本室的材料进行工作。经典的分类学家仍然起着重要作用，他们准备了基础，并且从它们的形态比较研究中，人们才能假定祖先种、杂种和最后发生的各种高倍体。因此，这种研究是一种协作的成果。这种工作，正如所有温带蕨类的细胞分类学 (cytotaxonomy) 工作那样，是由 Prof. Irene Manton[3] 开始的。她总结了她过去的工作，在 1950 年出版了她的经典著作——《蕨类植物的细胞学与进化问题》。在这本书中，她对几乎整个英国的蕨类植物区系提出了基本的细胞学事实。从她书中所提出的许多"问题"出发，一个完整的研究院在英国里兹大学成立了，Manton 在这里是植物学教授。当今许多著名的细胞学家，如：S. Walker、T. Walker、M. G. Shivas、J. D. Lovis、A. F. Braithwaite、A. Sleep 和 J. Emmott 等，都是由 Prof. Manton 培养出来的。

Manton 首次应用了醋酸洋红压片法 (acetocarmine squash method) 对孢子母细胞内的(即在减数分裂时的)染色体进行染色。在此以前，细胞学工作者都是应用传统的石蜡切片法。Manton 的制片法被证明是很成功的，二十五年来一直未加改变地被广泛应用着。这个技术的操作程序见文献 [3]，293—297 页。从 1950 年以来，在蕨类植物细胞学技术操作方面的唯一重要发展是对压片法提出了种种改进，用于研究蕨类植物体细胞组织(大都是根尖或叶原基)的染色体。在制片中包括了两个附加的步骤，即：(1)使染色体收缩的预处理；(2)在固定后，用一种浸软剂(蜗牛胃内的细胞融解酶)处理，使组织软化到容易压破的程度。目前，后两种方法还未用于鳞毛蕨属的细胞研究。

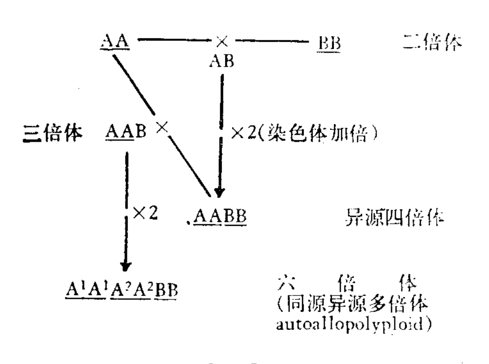


图 1

Manton 的关于亲缘关系问题研究方法的基础是观察染色体在减数分裂中期的行为。一个正常的、有性生殖的种将会显示出双价染色体 (bivalent 成对的染色体)的完全形成，即每一个染色体都和它的同源染色体配对。在杂种中，将不会出现染色体的配对，

除非两个亲本在某些方面有着亲缘关系。因此，一个异源四倍体与它的一个二倍体亲本之间的三倍体杂种将会显示出 n 个双价染色体（"对儿"）和 n 个单价染色体（univalent "单儿"），来自这个亲本的染色体会在四倍体的染色体中找到它们的同源染色体（见图 1）。在鳞毛蕨属 n = 41。

另一方面，如果四倍体是来自一个二倍体的染色体组（genome）的加倍的同源倍体（autoploid）的话，它能够与一个无亲缘关系的二倍体杂交，并且获得"n 个对儿"和"n 个单儿"。这可见图 2 的图解。

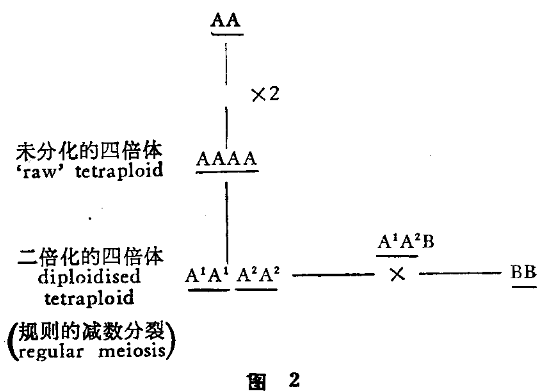


图 2

还有一种多倍体，即节段异源多倍体（segmental allopolyploid）。它实际上代表一个范畴，包含着介于同源多倍性（autopolyploidy）和染色体组的异源倍体（genomic alloploid）之间的连续系列情况。在这种情况下，一个祖先的二倍体已经在遗传上分化了，以致在回交时其中一些染色体已如此地不同了，所以它们不会再配对了。

另外两种技术近来已应用到鳞毛蕨属的系统分类学的研究中。第一种是孢壁（sporoderm）的比较，在这里，真正的周壁纹饰用扫描电子显微镜描绘出来。第二种技术是由荷兰莱顿大学 Prof. R. Hagnaeur 创立的，但现已由芬兰赫尔辛基大学的 Prof. C. J. Widén 发展到了一个重要的阶段，这就是植物化学的研究，特别是应用薄层层析法来研究间苯三酚（phloroglucinols）。通过对各种鳞毛蕨的种和杂种（包括已知来源的人工合成杂种）的根状茎内的间苯三酚的分析，Widén 和他的同事们能够在二倍体和四倍体的水平上假定它们的亲缘关系。

现在，我要简单地描述一下欧洲和北美洲的种类，说明导致我们认识它们进化的亲缘关系的实验工作的方法。

1. 在进化观点上是孤立的，而且与异源多倍体的形成是无关的种。

（1）**香鳞毛蕨 Dryopteris fragrans** L. 是生于开旷的石面上的一个环北极的二倍体种，在欧洲非常少见（仅在芬兰），但在加拿大和阿拉斯加（及亚洲东北部）较为普遍。它没有近亲种。

（2）**D. affinis** (Lowe) Fraser-Jenkins (=D. borreri auct.; D. pseudomas (Woll.) Holub et Pouzar). 一个具有 2n 和 3n 染色体类型的种，都是无融合生殖（无配子生殖）的植物。本种与欧洲鳞毛蕨 D. filix-mas 的亲缘密切，但并不与后者的进化发生关系。它的亲缘更近于亚洲中部的 D. paleacea (Sw.) Hand.-Mazz. (=D. wallichiana (Spreng.) Hyl.)。

（3）**D. remota** (A. Br.) Druce 是 D. expansa 和 2n 的 D. affinis 之间的一个三倍体杂种，但它是个无配子生殖体，永远是自体繁殖的（self perpetuating）。它的分布局限于欧洲中部。

（4）**D. aitoniana** Pichi-Serm. 和 **D. oligodonta** (Desv.) C. Chr. 都是二倍体，分别特产于大西洋的马特里群岛和加那里群岛。其孢子和叶子的形态显示出与 D. filix-

mas/D. pallida 群有亲缘关系。

(5) **D. marginalis** A. Gray 是一个二倍体的种，产北美东部，它能和它分布区内的任何一种鳞毛蕨杂交，但它不卷入任何一种的进化中。孢子类型与 D. pallida/filix-mas 相似，但化学和叶子结构很不同。

2. 欧洲鳞毛蕨复合体 Dryopteris filix-mas complex

欧洲鳞毛蕨是蕨类中的第一种作为有效的驱寄生虫草药而载入欧洲本草文献中的，它也是作为第一种异源多倍体被认识的，并且也表明一个部分解决了的问题为什么在几十年来一直未能得到完全解决。

Manton (1950) 获得了一个介于四倍体的 D. filix-mas 和一个在形态上极为亲密的二倍体的种 D.. oreades 之间的杂种。这个三倍体杂种显示出现在熟知的数目相等的二价染色体和单价染色体两种类型。随后，Manton和 Walker (1954) 研究培养了一株二倍体的孢子体 (diploid sporophyte)——这是通过保持配子体处于干燥条件下而防止受精作用来得到的人工诱导的无配子生殖体，这个孢子体植株在减数分裂时仅显示出 2—5 个二价染色体。结合在一起考虑，这些观察是一个有力的证据，证明 D. filix-mas 是个异源四倍体，它以 D. oreades 作为一个亲本。

但第二个亲本一直找不到。在通过 D. oreades 和 D. filix-mas 这两个种的比较形态研究以后，情况就清楚了，认为这个亲本植物一定具有锐尖锯齿的小羽片、基部羽片的裂片不具耳状凸起，并且特别是具有阔的囊群盖，它是非常薄的、膜质的、平坦的、白色的和相当多地覆盖着孢子囊群的。这样的一种二倍体的植物终于在 1968 年被 Christopher Fraser-Jenkins 在土耳其的山地森林中发现了（见 Fraser-Jenkins et Corley, 1972）。更有趣的是 Jenkins 在混生有 D. oreades 和 D. filix-mas 的这个居群中也发现了杂种。经过栽培和随后的固定，终于肯定了这个同 D. filix-mas 形成的杂种在减数分裂时显示出 41 个单价染色体和 41 个二价染色体。于是，我们就获得了一个典型的异源四倍体，如图 1 所示的那样。

遗憾的是，情况并不是那样的清楚，因为我们知道，D. oreades和 D. caucasica 在形态上是亲密到足以认为是同一个祖先的染色体组的变型 (variants)，因此，能彼此交配。这两个二倍体种之间的杂种 (D. × initialis) 的细胞学研究 (Fraser-Jenkins, 1976)[4] 显示出 5 到 23 个二价染色体，这暗示着它们有某些共同点，但并不共同到足以产生 41 个二价染色体或是接近这个数目。

D. filix-mas 必须当作一个节段异源四倍体 (segmental allotetraploid) 来看待，而并不是一个染色体组的异源四倍体 (genomic allotetraploid)。在一株用人工诱导的无配子生殖的多元单倍体 (polyhaploid) 里，对不完全分化的染色体组之间的部分同源配对 (homoeologous pairing) 的可能性还不被了解。

D. filix-mas 也分布于北美洲，在这里它与 D. marginalis 杂交。Wagner (1971)[5] 和 Britton & Widén (1971)[6] 都曾做过关于野生三倍体杂种的报道。他们都报道了高数目(约 29) 的二价染色体。由于这两个种在形态上的差别很大，并不暗示 D. marginalis 是产于美国的 D. filix-mas 的一个亲本，但有可能北美的 D. filix-mas 是个同源多倍体 (autoploid)，或者至少其起源不同于它的欧洲相似者。

从表 2 可以看到，当寻找祖先亲本时，近亲种类的间苯三酚含量的分析和对比能够有多么大的用处。在此，D. pallida 和 D. villarii 是很好的例子。这个研究也表明，在化学上 D. marginalis 也是很不同于其他种类的。在这一点上，我可以提一下另一个欧洲的分类群，即 D. tyrrhena (Fraser-Jenkins et al. 1972)[7] 主要分布于地中海区。这种植物是个四倍体，但极像 D. oreades。这两个种间的野生三倍体杂种具有 41 个二价染色体和 41 个单价染色体，这暗示着它也许是异源四倍体，并以 D. oreades 作为一个亲本。另一个亲本，根据化学和形态来看，可能是地中海区的 D. pallida，但还有待于从细胞学的角度来验证。

表 2

种 \ 化合物	1	2	3	4	5	6	7	8*
Filix-mas 欧洲	+++	+	+	−	+++	−	−	−
Filix-mas 美国西部	+++	+	++	−	+++	−	+	−
Filix-mas 美国东部	+++	+++	+/++	−	+	−	+	−
Oreades	+++	−	−	−	++	−	−	−
Caucasica	+	+++	++	−	+++	−	+	−
Villarii	++	+++	+	+	+++	−	−	−
Pallida	++	+++	+	++	−	++	+	−
Marginalis	+	+/++	+++	−/+	−	−	−	+++

* 8 包含 5 种以上化合物
+示 5 < 10%；++ 示 10 < 20%；+++ 示 > 25%

3. **有刺鳞毛蕨复合体 Dryopteris 'spinulosa' complex**

这群蕨类植物由 14 个种组成，它们的孢子都或多或少地具有有微刺的周壁或外壁。它们是湿润林地或沼泽地的植物，少数生于排水良好的河岸以及往往在山顶的大块流石滩的石缝中，这里的小气候类似林地的小气候。它们最好分作三个群来讨论：

(1) **D. clintoniana, D. celsa, D. goldiana, D. ludoviciana and D. cristata**

它们的亲缘关系见图 3。北美洲的 D. clintoniana 是六倍体的种，包含着两个二倍体的种 (D. goldiana 和 D. ludoviciana) 的染色体组和另外一组，在图中叫作 "SS"，这个种

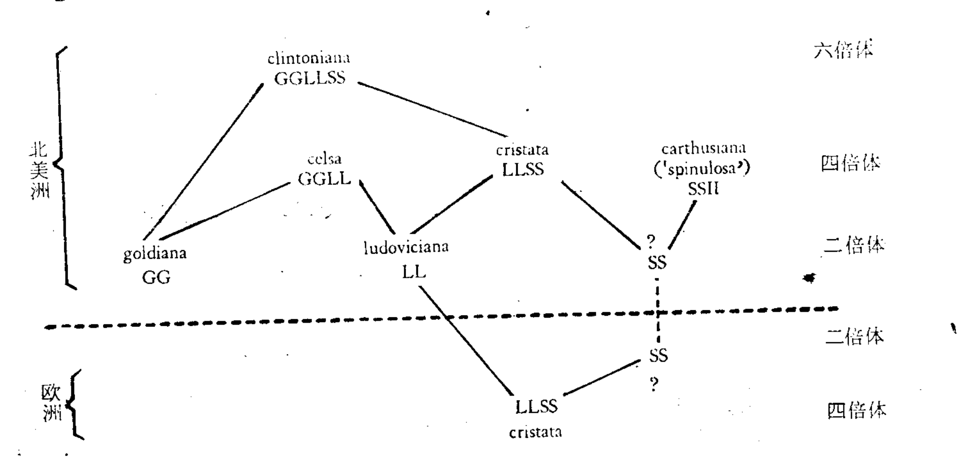


图 3

迄今我们还不知道。D. goldiana 和 D. ludoviciana 这两个种现在不再是同地分布的了(sympatric)，但在过去某些时候曾经彼此杂交形成异源四倍体的 D. celsa。这个在分类上混杂的群的亲缘关系是第一次被 Stanley Walker (1962, 1969)[8] 主要通过野生杂种的研究而澄清的。那个未知的种作为一个亲本和 D. ludoviciana 一起被牵连在 D. cristata 的发生之内。虽然 D. ludoviciana 仅局限于美国的东南部，但 D. cristata 不仅分布于北美洲，而且欧洲也有。

已经表明，"SS"染色体组也是另一个四倍体 D. spinulosa (＝D. carthusiana) 的部分亲本。这个四倍体的分布较 D. cristata 更广，并与后者生长在一起，形成一个强壮的杂种 D. ×uliginosa，它的减数分裂显示出 82 个单价染色体和 41 个双价染色体(即 SS 的染色体组)。在这里，这两个不配对的染色体组是分别属于 D. ludoviciana (L) 和 D. intermedia 复合体 (I/M) 的。

那个迄今未被发现的"SS"也许生于北半球的某个地方或者也许已经绝灭了。

(2) 中间鳞毛蕨/扩大鳞毛蕨复合体 D. intermedia/D. dilatata complex

从图 4 我们看到生于北美洲的 D. carthusiana 被作为 SSII，它以 D. intermidia 作为一个亲本，后者是个产于北美洲东部的种，它具有细裂的、被腺毛的叶片和直立的根状茎。在欧洲，这个种表示为 SSMM，意味着 D. maderensis ——一个少见的种，现在局限于马德拉岛的马卡洛尼西亚岛上——和这个种是有牵连的。然而 D. carthusiana 的北美洲代表与欧洲的代表杂交时，我们获得染色体的 100% 的完全配对，这意味着 MM＝II。这两个种的杂交中表现出 39—41 个双价染色体。很明显，它们是以很小的变异起源于同一个染色体组的。D. azoreca 是个二倍体，特产于亚速尔群岛，看来也具有同样的染色体组，也许与 D. maderensis 是属于同种的，但当亚速尔群岛在中新世被隔离时，在地理上却分开了。

广布北半球的另一个二倍体，首次被 Walker (1961) 描述为 D. assimilis。我们现在知道，这就是 Nakai 在 1953 年根据日本标本描述的 D. siranensis，也就是 C. Presl 在 1825 年根据加拿大的太平洋沿海地区的标本描述的 D. expansa，也在日本文献中作为 D. austrinca，在美国的文献中作为"D. dilatata"。这个种具有直立的、但往往分枝的根状茎，平坦的、淡绿或黄绿色的叶片。它是环北极分布的。它一方面曾与 D. intermedia 杂

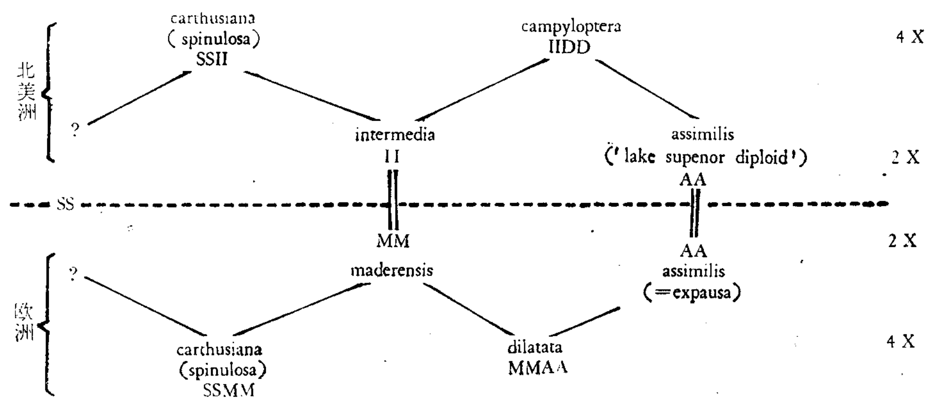


图 4

交，在欧洲与 D. maderensis 杂交。在上述两种情况下，这些杂种都加倍了它们的染色体，并产生能有性生殖的异源四倍体。由于 maderensis 和 intermedia 都来源于同一祖先的染色体组，人们会认为这些四倍体是同种的（conspecific）。实际上，它们是不同的，尽管区别微妙，而且早在我们知道它们的祖先之前，已经有过不同的名称：在北美叫做 D. campyloptera，在欧洲和西亚叫做 D. dilatata（或 D. austriaca）。它们是多变的，但人们能够看出显露的一些亲本性状。D. campylopteris 还有另一个特征——半平卧的根状茎。它出现在父母本的分布区内。与此相反，D. dilatata 是广布的，向北达芬兰的西南部，向东达西喜马拉雅西部。

（3）**D. guanchica/crispifolia complex**

这是通过孢子周壁纹饰发现新种的一个例子。1966 年 Prof. Reichstein 和 Benl 分别在加那利群岛的 Tenerife 岛上采到一种植物，被认为是 D. dilatata。我当时曾观察其孢子纹饰的变异幅度，觉得纹饰图式不同于 D. dilatata。我们设法获得了活植物，才发现它是一个四倍体，并在研究了它的外部形态学之后，假定了它的来源为 D. maderensis × D. aemula。D. aemula 具有平滑、微皱的孢子，不属于有刺组（Spinulosae section），并且，据我们所知，在其他方面它不牵连于鳞毛蕨的进化。它也没有参加其他杂种的形成。Dr. Mary Gibby 进行了必要的育种工作来表明这个来源是正确的，尽管 D. maderensis 过去没有在加那利群岛上发现过。这种植物被命名为 D. guanchica（Gibby et al. 1977）[10]。

与此同时，当上述工作正在进行中，瑞士巴塞尔大学 Prof. Reichstein 在匈牙利布达佩斯大学的 Prof. Vida 的协助下，在亚速尔群岛发现一个相似的四倍体，也许会是 D. aemula × D. azorica。这个种命名为 D. crispifolia（Gibby et al. 1977）[10]。在此以后，D. guanchica 这个种也在葡萄牙被 Gibby 和我自己再发现，在西班牙北部被 Fraser-Jenkins 再发现。这样，进一步加强了西南欧洲与马卡洛尼西亚岛在第三纪有联系的设想。

应当指出，D. aemula 尽管生活在其他鳞毛蕨种中间，但很少与它们杂交。譬如，如果与 D. expansa 杂交，那末，它会加倍其染色体并且能育。它的外貌是如此地像 D. dilatata 的某些类型，以致我觉得我们在野外可能不易识别它。

在这个简短的述评里，我已指出了欧洲的和北美洲的鳞毛蕨种类的相互亲缘关系。仍有一个二倍体种有待发现——它具有“SS”染色体组。另一方面，还存在着一些二倍体种没有牵入较高的多倍体进化中去。我们现在希望向着中亚和东亚的种类展开我们的研究。

参　考　文　献

[1] Lovis, J. D. 1977. Evolutionary patterns and processes in ferns. *Advances in botanical research* 4: 229—415.

[2] Hirabayashi, H. 1974. Cytogeographic studies on Dryopteris. Tokyo.

[3] Manton, I. 1950. Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta.

[4] *Brit. Fern Gazette* **10**:263—268.

[5] Virginia Polytechnic Institute and State University Research Division Monograph **2**:147—192.

[6] *Canad. Journ. Bot.* **49**:1589—1600.

[7] Fraser-Jenkins, Reichstein and Vida. *Brit. Fern Gazette* **11**:177—198.

[8] *Amer. Journ. Bot.* **49**:497—503; *Brit. Fern Gazette* **10**:97—99.

[9] *Amer. Journ. Bot.* **48**:607—614.

[10] Gibby, M., Jermy, A. C., Rasbach, H & K, Reichstein, T. and Vida, G. 1977. *Bot. Journ. Linn. Soc.* **74**(3):251—278.

Summary*

At the outset the paper begins with a brief discussion of the geographical origin of the genus *Dryopteris*. With the cytological data so far available the author presumed that the Northern Hemisphere and possibly Eurasia is the geographical origin of the genus and that the Eastern Himalayas, China and Japan is the centre of speciation of the genus, and thence has spread to other continents along several routes. He is also of the opinion that the genus tends to evolve the highest grade of polyploidy where it has existed longest. On the other hand, he pointed out that the production of polyploids may occur most frequently in response to pressures which a group meets in the course of its migration in space and time, with the majority of diploids persisting as relics close to the original centre of diversification.

He then described the progress of the biosystematics of the European and North American *Dryopteris*, which has been undertaken through a close cooperation among botanists, cytologists and phytochemists of different nations. This team is also looking forward to a cooperation with the Chinese botanists in the study of East Asian species of *Dryopteris*, so that the relationships of Chinese species and those of other floras can be understood.

The term biosystematics had been invented to mean experimental studies of breeding systems of the species concerned in order to ellucidate their evolutionary relationships. It stems from the early researches of Professor Irene Manton whose classical book "Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta" (1950) laid the foundation of Biosystematics. Manton was also the first to introduce the acetocarmine squash method for staining chromosomes in the spore-mother-cells at meiosis.

The lecture was illustrated with diagrams showing in detail the pairing behaviour of the chromosomes at the metaphase in meiosis and the formation of the polyploidies of different levels.

Besides cytological approach two other techniques have been also applied to the systematic studies of *Dryopteris*. The first is the comparison of sporoderms using the scaning electron microscope, revealing different ornamentations on the pericine. The second is the study of plant chemistry, in particular, that of the phloroglucinoles by thinlayer chromatography.

The remaining far greater part of the paper is devoted to analysing cytologically the European and North American species of *Dryopteris* in three groups, showing the lines of experimental work that has resulted in the understanding of their evolutional relationships.

R. C. Ching

* One of the papers delivered at the Institute of Botany, Academia Sinica by the author during his visit to Peking, October, 1978.